玉米螟赤眼蜂雄性生殖力的研究

陈科伟，吕燕青，潘雪红，何余容*

（华南农业大学昆虫学系，广州　510640）

摘要：根据膜翅目寄生蜂未受精的卵发育为雄性个体，受精卵发育成雌性个体这一性别决定机制，考察了玉米螟赤眼蜂雄蜂生殖力的大小，探讨了雄蜂授精能力与个体大小、年龄及交配次数之间的关系。结果表明，玉米螟赤眼蜂雄蜂在羽化时或羽化后很短的时间内其精巢就已发育成熟，成虫期不再形成新的精子。雄蜂在羽化后立即可与雌蜂进行交配，在雌蜂过量的情况下，24 h 内就可能将体内的精子或精液消耗尽，24 h 后的雄蜂虽能与雌蜂继续交尾，但雌蜂所繁育的子代中未见有雌性个体。同一雄蜂能与多头雌蜂进行交尾，授精 8～23 头雌蜂，平均能繁育出 346.15 头雌性后代。雄蜂的授精能力与交配次数密切相关，授精量随交配次数增加而逐渐下降。首次交配时，雄蜂能给雌蜂提供较多的精子，约能繁育出 58.85 头雌性后代，但随着交配次数的增加，雄蜂向雌蜂输送的精子越来越少，10 次交配之后，雄蜂所能授精、繁育的子代雌性数将不超过 10 头。以后足胫节长度表示个体大小时，体型较大的雄性个体进行多次交配的能力强，能繁育更多的雌性后代。

关键词：玉米螟赤眼蜂；雄性生殖力；个体大小；交配次数；雌性后代

中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2006)05-0800-05

Insemination potential of male *Trichogramma ostriniae* Pang *et* Chen (Hymenoptera：Trichogrammatidae)

CHEN Ke-Wei，LU Yan-Qing，PAN Xue-Hong，HE Yu-Rong* (Department of Entomology，South China Agricultural University，Guangzhou 510640，China)

Abstract：Based on the sex determination of Hymenoptera parasitic wasps that unfertilized egg develops into a male while fertilized egg develops into a female，the insemination potential of male *Trichogramma ostriniae* and its relationship with body size，age and the number of copulations were studied. The results showed that spermary of *T*. *ostriniae* had been set before the eclosion and no sperm was produced in the adult stage. A male adult could inseminate 8 – 23 females during its lifetime，and approximately breed 346.15 female progenies. Males exhausted their sperms or seminal fluid in 24 hours after emergence when provided with unlimited virgin females. Though male adults would continue to copulate with females afterwards，no female offspring had been observed. The insemination potential of a male *T*. *ostriniae* was closely linked with the number of copulations，and sperm quantity gradually decreased as more copulations performed. The male adult could provide more sperms to females in its initial copulation，and approximately fathered 58.85 female progenies. However，with the increase of the number of copulations and consumption of sperms，fewer and fewer sperms could be transmitted to females. A male could father no more than 10 female progenies after 10 copulations. The insemination potential also showed that it was positively related to body size. Bigger males could copulate more and breed more female progenies.

Key words：*Trichogramma ostriniae*；male insemination；body size；number of copulations；female progeny

昆虫的生殖策略一直是昆虫学家研究的热点问题之一，但目前主要侧重于雌性个体的研究，如寄主搜寻(Guertin *et al*.，1996**)、寄主识别(**Potting *et al*.，1997；Van Barren and Boivin，1998**)、寄主选择(**Pak *et al*.，1986；Vinson，1997**)、性别调控及子代的分配等(**Seger and Stubblefield，2002**)。相对而言，雄性个**

基金项目：国家自然科学基金资助项目(30370966)；广东省科技攻关项目(2004B20101019)

作者简介：陈科伟，男，1974 年生，江苏溧阳人，博士，从事昆虫生态学研究，E-mail：chenkewei@scau.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：yrhe@scau.edu.cn

收稿日期 Received：2006-01-18；接受日期 Accepted：2006-06-22

体生殖策略的研究基础较为薄弱（Gordh and DeBach，1976；Ramadan *et al*.，1991；Quimin and Walter，2000）。昆虫雄性个体在生殖活动中的地位主要通过授精数量来体现（Arnqvist and Nilsson，2000），而这又与自身的生殖潜能、交配能力和精子质量等密切相关（Roitberg *et al*.，2001）。

通常认为膜翅目寄生蜂雄性个体性细胞的发育开始于幼虫阶段，成熟于蛹期，羽化之后其精巢就开始退化，成虫阶段产生精子的能力非常有限（Gerling and Legner，1986）。雌性个体交配一次便获得足够数量的精子，并能根据寄主数量、大小及自身的种群结构来安排子代的数量和性别，未受精卵（单倍体）发育成雄性个体，受精卵（双倍体）则发育成雌性个体，因此子代雌性个体数量在一定程度上体现了雄性个体生殖力的大小（Godfray，1994）。然而，近年来的一些研究发现，一些膜翅目寄生蜂在成虫阶段同样具有产生精子的能力，如茧蜂科（Braconidae）的 *Fopius arisanus*（Quimin and Walter，2000），蚜小蜂科（Aphelinidae）的 *Aphytis lingnanensis*（Gordh and DeBach，1976）以及姬蜂科（Ichneumonidae）的 *Diadromus pulchellus*。雄性个体的授精能力及其精子分配策略在不同的科，甚至在亲缘关系较近的种类之间存在着极大的差异（Opp and Prokopy，2000；Henter，2004）。缘腹细蜂科（Scelionidae）的 *Asolcus basalis* 雄性个体一生中能与 56 头雌性个体交配、授精，而欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 雄性个体平均只能授精 3.8 头雌蛾（Royer and McNeil，1993）。雄性个体每次交配的持续时间、授精数量也因其个体大小、交配次数、精液消耗、种内竞争等因素而有所差异（Henter，2004；Boivin *et al*.，2005），显示出雄性个体生殖策略的多样性。

本文在明确玉米螟赤眼蜂 *Trichogramma ostriniae* Pang et Chen 雌蜂繁殖力、子代性比分配与年龄关系的基础上（陈科伟等，2005），进一步考察雄性个体的生殖力的大小，探讨其在种群性比调控中的作用与地位。

1 材料与方法

1.1 供试蜂种

玉米螟赤眼蜂，采自深圳龙岗示范生态农场甜玉米地亚洲玉米螟 *O. furnacalis*（Guenée）寄生卵，在室内用米蛾卵繁育约 20 代，繁育环境：温度 25 ± 1℃，RH 60% ~ 70%，光照周期 14 L∶10D。

1.2 供试寄主

米蛾 *Corcyra cephalonica*（Stainton）卵，在室内用面粉饲养。所用寄主在繁蜂前均用 30 W 紫外灯照射 1 h，以杀死其胚胎。

1.3 玉米螟赤眼蜂雄蜂生殖力的估测

将过量、新鲜米蛾卵提供给玉米螟赤眼蜂寄生，待卵壳变黑后单粒挑入指形管（Φ3.0 cm × 8.0 cm）中，在管壁点涂浓度为 25% 蜂蜜水作补充营养，同时在管中放置湿滤纸条。赤眼蜂羽化后立即在双目解剖镜下鉴别、区分雌蜂（触角光滑）和雄蜂（有较长的触角毛）。在羽化当日给每头雄蜂（雄蜂年龄 < 6 h）分别提供 30 头处女雌蜂，24 h 后将管内雌蜂单蜂引入小指形管（Φ1.0 cm × 5.0 cm）中，并供给过量的米蛾卵（300 粒/雌以上），繁育条件同 1.1。此后，每天另提供 20 头处女雌蜂给各雄蜂，直至雄蜂死亡。交尾后的雌蜂处理同上。对每头雄蜂进行编号，共测试 30 头雄蜂。

授精雌蜂数的确定：与雄蜂交尾且能繁育出雌性后代的雌蜂数；

雄蜂授精量的估测：交尾、受精雌蜂所繁育出的雌性后代的总数。

1.4 雄蜂个体大小的测定

雄蜂个体大小的测量：衡量赤眼蜂个体大小的常用指标有头宽、体长、腹宽及后足胫节长度等，其中后足胫节骨化程度高，不易扭曲、变形，其长度与个体大小呈正相关（Bai，1986）。本试验选用后足胫节长度（hind tibia length，HTL）来代表个体大小。

1.5 玉米螟赤眼蜂雄蜂不同交配次数的设定

将羽化后 6 h 内的未交配玉米螟赤眼蜂雄蜂引入指形管（Φ1.0 cm × 5.0 cm）中，管壁涂上浓度为 25% 蜂蜜水作补充营养，然后顺次引入 20 头处女雌蜂，在双目解剖镜下观察其交尾行为，待雌雄蜂交尾后立即将已交尾的雌蜂引入另一指形管，并按交尾的先后顺序对雌蜂进行编号，交尾后雌蜂的处理同 1.3 节。共测试 20 头雄蜂。

2 结果与分析

2.1 玉米螟赤眼蜂雄蜂的授精能力

同一玉米螟赤眼蜂雄蜂能与多头雌蜂交尾，平均一生能与 14.08 头雌蜂交尾、授精，繁育出 346.15 头雌性后代（表 1）。在有过量处女雌蜂的情况下，雄蜂在 24 h 内就可能将体内的精子或精液消耗尽，24 h 后的虽能与雌蜂继续交尾，但交尾雌蜂繁育的

后代中未见有雌性个体。

表 1 玉米螟赤眼蜂雄蜂的授精能力

Table 1 Insemination potential of *T*. *ostriniae* male

雄蜂年龄 Male 's age (h)	授精雌蜂数 Number of females inseminated	授精、繁育雌性后代数 Number of daughters fathered
≤ 24	14.08 ± 1.25 (8 – 23)	346.15 ± 37.68 (141 – 546)
> 24	0	0
合计 Total	14.08 ± 1.25	346.15 ± 37.68

注 Notes：表中数据为平均值 ± 标准误（最小值 – 最大值）。Data in the table are mean ± *SE* (Min. – Max.).

2.2 玉米螟赤眼蜂雄蜂授精能力与个体大小的关系

玉米螟赤眼蜂雄蜂授精的雌蜂数、繁育的雌性后代数均随其个体大小（以后足胫节长度表示）的增大而增加，两者之间呈线性正相关（图 1：A，B）。

2.3 交配次数对玉米螟赤眼蜂雄蜂授精能力的影响

玉米螟赤眼蜂雄蜂的授精能力与其交配次数密切相关，授精量（以交尾雌蜂所繁育的子代雌蜂数估测）随交配次数的增加而逐渐下降（图 2：A，B）。

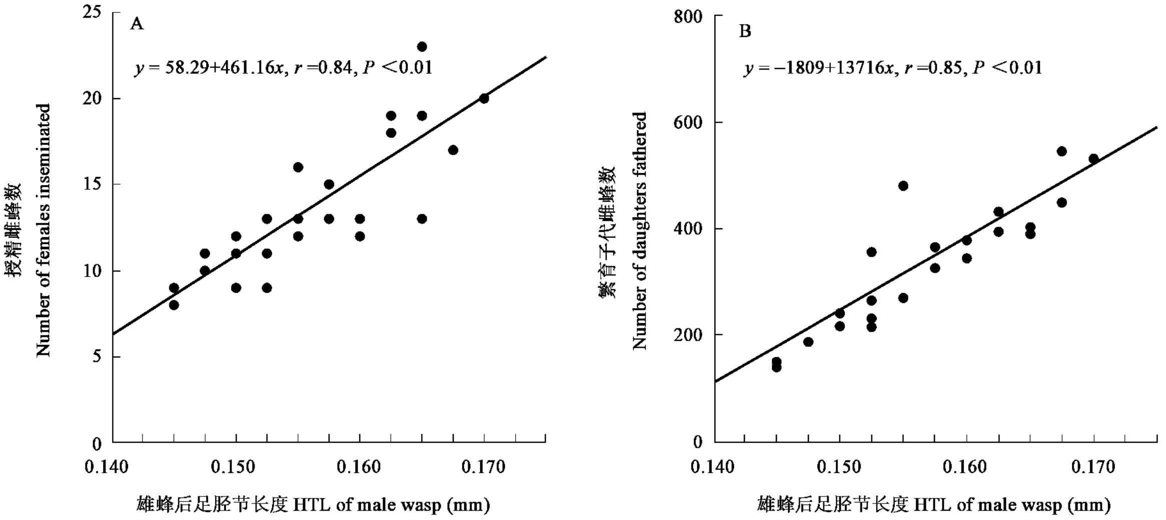

图 1 授精雌蜂数（A）和繁育子代雌蜂（B）的雄蜂个体大小的关系

Fig.1 The relationship of the number of females inseminated (A) and daughters fathered (B) to male body size measured as HTL

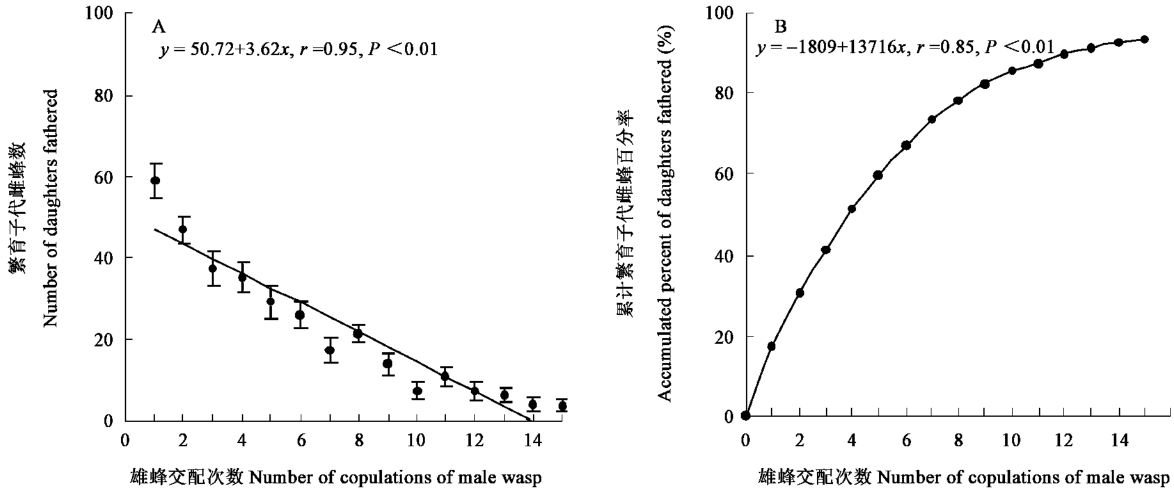

图 2 雄蜂授精能力与交配次数的关系

Fig. 2 The relationship between insemination potential and number of copulations of male wasp

玉米螟赤眼蜂雄蜂羽化后第 1、2、3 次交配，分别能繁育 58.85、46.92 和 37.54 头雌性后代，第 10 次交配能繁育 11.08 头雌性后代，至第 15 次交配仅能繁育 3.77 头雌性后代（图 2：A）。玉米螟赤眼蜂

雄蜂前 4 次交配的授精量约占其世代授精量的 50% ,至第 10 次交配其累计授精量约占其世代授精的 90%(图 2：B)。

3 讨论

玉米螟赤眼蜂雄性个体在羽化后随即能与雌蜂交尾,24 h 内约能与 14 头雌蜂交配、授精,24 h 之后,虽然雄蜂能与雌蜂继续交尾,但交尾雌蜂繁育的后代中未见有雌性个体。据此可判断出玉米螟赤眼蜂雄蜂在羽化时或羽化后很短的时间内其精巢就已发育成熟,而成虫期不再形成新的精子。这与 Gerling 和 Legner(1986)提出的膜翅目寄生蜂雄性个体在性成熟后其精巢就开始退化的说法相吻合。玉米螟赤眼蜂雄蜂精子的发育情况与雌蜂卵子的发育情况完全不同。玉米螟赤眼蜂雌蜂在羽化时卵巢中只有少量成熟卵,随着雌蜂年龄的增长其抱卵量(卵巢中的成熟卵数)不断增加,至 72 h 时接近卵巢容纳量,且其世代寄生卵量也远远超过卵巢容纳量(陈科伟等,2005)。玉米螟赤眼蜂卵细胞与精子发育进程的不同在一定程度体现了两性个体在生殖行为上的差异。先行羽化的雄蜂往往守候在羽化点附近,等候雌蜂羽化后即行交尾(Hardy，1994；Pompanon *et al*.，1995；Martel and Boivin，2004),虽然有一些雌蜂未经交配即飞离羽化场所,但绝大多数交配行为发生在羽化点周围(Martel and Boivin，2004)。雌雄蜂一旦分开,再次相遇的机率很小(Wagge and Lane，1984；Waage and Ming，1984),为此雄蜂必须在羽化时就拥有足够的精子贮备,而雌蜂则可以将精子长期贮存在体内,根据寄主数量、大小及自身的种群结构来安排子代的性比和数量(Godfray，1994)。曾有报道认为,赤眼蜂雌蜂通常交尾一次便获得足够数量的精子,此后不再进行交配(Martel and Boivin，2004；Damiens and Boivin，2005)。本试验的结果表明,玉米螟赤眼蜂雄蜂每次交尾向雌蜂输送的精子数量是有限的,与之交尾雌蜂约能繁育从 1 至 85 个雌性后代(以雌蜂所繁育的子代雌蜂数估测授精量),并且授精数量与之前的交配经历密切相关。首次交尾时,雄蜂能给雌蜂提供较多的精子,但随着交配次数的增加,精子的不断消耗,随后与此交配的雌蜂获取精子的可能性将越来越小,10 次交配之后,雄蜂所能授精、繁育的雌性子代将不超过 10 头。这意味着雌蜂在寻找交配时可能会遇上精子贮存数量不足或精子已完全耗尽的雄蜂,而雌蜂并不能对雄蜂的生殖状况作出明确的判断而拒绝交尾(Jacob and Boivin，2002),最后产下的绝大部分是未受精的卵(Henter，2004；Jacob and Boivin，2004a，2004b)。

昆虫的生态适应性与个体大小密切相关。体型大的雌性个体通常具有较强的活动能力和繁殖力,以及较长的寿命,因此个体大小是天敌繁殖中品质监测的一个重要指标(Pavlik，1993；Ellers *et al*.，1998)。体型较大的雄性个体其竞争优势主要体现在获得交配的能力(Bernal *et al*.，2001；Morris and Fellowes，2002)以及授精数量方面(King，1988),本试验的结果验证了这一观点,即体型较大的个体交配次数多,并能产生更多的雌性后代。但也有研究认为,体型较小的个体在性竞争也不是完全处于劣势,体型小的个体其生长发育速度快,羽化早,从而抢先获得交配的机会(King,1987)。另外,体型大的雄性与小型的雌性个体交配成功率较低,而体型小的雄性则不存在这个问题(Ueno，1998)。

很多昆虫的雌雄性比偏离 1∶1,种群中以雌性个体为主(Godfray，1990)。玉米螟赤眼蜂种群中雌雄数量的差异可从雌、雄个体内在生殖潜力上得到一定的诠释。玉米螟赤眼蜂雄蜂在其生命进程中能成功授精、繁育 346.15 头雌性后代,而雌蜂一生仅能产下 103.6 粒卵(陈科伟等,2005),而同一雄蜂能与多头雌蜂进行交配、授精,这或许是玉米螟赤眼蜂群体性比往往偏向雌性的内存原因之一。

参 考 文 献 (References)

Arnqvist G，Nilsson T，2000. The evolution of polyandry：Multiple mating and female fitness in insects. *Anim. Behav*.，60：145 – 164.

Bai B，1986. Host effect on quality attributes of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera：Trichogrammatidae) and host discrimination by *Copidosoma truncatellum* Dalman (Hymenoptera：Encyrtidae). M. Sc. Thesis，University of California at Riverside，Riverside，California，U. S. A. 20 – 52.

Bernal JS，Gillogly O，Griset J，2001. Family planning in a stemborer parasitoid：sex ratio，brood size and size-fitness relationship in *Parallorhogas pyralophagus* (Hymenoptera：Braconidae) and implications for biological control. *Bull. Entomol. Res*.，91：255 – 264.

Boivin G，Jacob S，Damiens D，2005. Spermatogeny as a life-history index in parasitoid wasps. *Oecologia*，143：198 – 202.

Chen KW，Liu HZ，He YR，2005. The relationship between fecundity and female age of *Trichogramma ostriniae* Pang *et* Chen. *Acta Entomol. Sin*.，48 (5)：712 – 717. [陈科伟，刘惠珍，何余容，2005. 玉米螟赤眼蜂雌蜂繁殖力与年龄的关系. 昆虫学报，48 (5)：712 – 717]

Damiens D，Boivin G，2005. Male reproductive strategy in *Trichogramma evanescens*: sperm production and allocation to females. *Physiol. Entomol.*，30 (3)：241－247.

Ellers M，Alphen JJM，Sevenster JG，1998. A field study of size-fitness relationship in the parasitoid *Asobara tabida*. *J. Anim. Ecol.*，67：318－324.

Gerling D，Legner EF，1986. Developmental history and reproduction of *Spalangia cameroni*，parasite of synanthropic flies. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*，61：1 436－1 443.

Godfray HCJ，1990. The causes and consequences of constrained sex allocation in haplodiploid animals. *J. Evol. Biol.*，3：3－17.

Godfray HCJ，1994. Parasitoids Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press，Princeton，NJ.

Gordh G，DeBach P，1976. Male inseminative potential in *Aphytis lingnanensis* (Hymenoptera：Aphelinidae). *Can. Entomol.*，108：583－589.

Guertin DS，Ode PJ，Strand MR，1996. Host searching and mating in an out breeding parasitoid wasp. *Ecol. Entomol.*，21：27－33.

Hardy ICW，1994. Sex ratio and mating structure in the parasitoid Hymenoptera. *Oikos*，69：3－20.

Henter HJ，2004. Constrained sex allocation in a parasitoid due to variation in male quality. *J. Evol. Biol.*，17：886－896.

Jacob S，Boivin G，2002. Sexual selection in males and females *Trichogramma evanescens* (Westwood) (Hymenoptera：Trichogrammatidae). *IOBC Egg Parasitoid News*，14：19－20.

Jacob S，Boivin G，2004a. Insemination potential of male *Trichogramma evanescens*. *Entomol. Exp. Appl.*，113：181－186.

Jacob S，Boivin G，2004b. Costs and benefits of polyandry in the egg parasitoid *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera：Trichogrammatidae). *Biol. Control*，32：311－318.

King BH，1987. Offspring sex ratios in parasitoid wasps. *Rev. Biol.*，62：367－395.

King BH，1988. Sex ratio manipulation in response to host size by the parasitoid wasp *Spalangia cameroni*：a laboratory study. *Evolution*，42：1 190－1 198.

Martel V，Boivin G，2004. Pre-mating dispersion in the egg parasitoid *Trichogramma* (Hymenoptera：Trichogrammatidae). *Environ. Entomol.*，33：855－859.

Morris RJ，Fellowes MDE，2002. Learning and natal host influence host preference，handling time，and sex allocation behaviour in a pupal parasitoid. *Behav. Ecol. Sociobiol.*，51：386－393.

Opp SB，Prokopy RJ，2000. Multiple mating and reproductive success of male and female apple maggot flies，*Rhagoletis pomonella* (Diptera：Tephritidae). *J. Insect Behav.*，13：901－914.

Pak GA，Buis HCEM，Heck JCC，Hermans MLG，1986. Behavioral variations among strains of *Trichogramma* spp. Host-age selection. *Entomol. Exp. Appl.*，40：247－258.

Pavlik J，1993. The size of the female and quality assessment of mass-reared *Trichogramma* spp. *Entomol. Exp. Appl.*，66：171－177.

Pompanon F，Fouillet P，Bouletreau M，1995. Emergence rhythms and protandry in relation to daily patterns of locomotive activity in *Trichogramma* species. *Evol. Ecol.*，9：467－477.

Potting RPJ，Snellen HM，Vet LEM，1997. Fitness consequences of superparasitism and mechanism of host discrimination in the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes*. *Entomol. Exp. Appl.*，82：341－348.

Quimio GM，Walter GH，2000. Swarming，delayed sexual maturation of males and mating behavior of *Fopius arisamus* (Sonan) (Hymenoptera：Braconidae). *J. Insect Behav.*，13：797－813.

Ramadan MM，Wong TTY，Wong MA，1991. Influence of parasitoid size and age on male mating success of opiines (Hymenoptera：Braconidae)，larval parasitoids of fruit flies. *Biol. Control*，1：248－255.

Roitberg BD，Boivin G，Vet LEM，2001. Fitness，parasitoids and biological control：an opinion. *Can. Entomol.*，133：429－438.

Royer L，McNeil JN，1993. Male investment in the European corn borer，*Ostrinia nubilais* (Lepidoptera：Pyralidae)：Impact on female longevity and reproductive performance. *Funct. Ecol.*，7：209－215.

Seger J，Stubblefied JW，2002. Models of sex ratio evolution. In：Hardy ICW ed. Sex Ratios：Concepts and Research Methods. Cambridge University Press，Cambridge，UK. 2－25.

Ueno T，1998. Adaptiveness of sex ratio control by the pupal parasitoid *Itoplectis naranyae* (Hymenoptera：Ichneumonidae) in response to host size. *Evol. Ecol.*，12：643－654.

Van Barren J，Boivin G，1998. Learning affects host discrimination behavior in a parasitic wasp. *Behav. Ecol. Sociobiol.*，42：9－16.

Vinson SB，1997. The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera a comparison of initial strategies utilized by larva phagous and oophagous species. *Biol. Control*，11：79－96.

Waage JK，Lane JA，1984. The reproductive strategy of a parasitic wasp. Ⅱ. Sex allocation and local mate competition in *Trichogramma evanescens*. *J. Animal. Ecol.*，53：417－426.

Waage JK，Ming NS，1984. The reproductive strategy of a parasitic wasp. Ⅰ. Optimal progeny and sex allocation in *Trichogramma evanescens*. *J. Anim. Ecol.*，53：401－415.

（责任编辑：袁德成）